Davamlı Quraqlıq Stresi Zamanı Yumşaq Buğda Genotiplərinin Fizioloji Parametrlərinin Öyrənilməsi

T.İ. Allahverdiyev, A.A. Zamanov, C.M. Təlai

Azərbaycan Elmi-Tədqiqat Əkinçilik İnstitutu, Pirşağı q., Bakı AZ1098, Azərbaycan;
E-mail: tofig_1968@mail.ru

Quraqlıq stresi sahə şəraitində becərilən yumşaq buğda genotiplərinin flaq və flaqaltı yarpaqlarının qaz mübadiləsi parametrlərinin (fotosintezin sürəti - P_n, ağızcıqların keçiriciliyi - g_s, mezofil hüceyrələrinin keçiriciliyi - g_m, hüceyrəarası sahələrdə CO_2 qatılığı - C_i, transpirasiya sürəti - T_r) azalmasına səbəb olur. P_n artdıqda C_i azalır. Su stresi şəraitində flaq yarpağın assimilyasiya sahəsi, quru biokütləsi, nisbi su tutumu azalmış, bəzi genotiplərdə flaq yarpağın xüsusi səthi sıxlığı artmışdır. Aşkar edilmişdir ki, Qobustan və Əzəmətli-95 genotipləri su stresinə daha tolerantdır.

Açar sözlər: *qaz mübadiləsi, yumşaq buğda genotipləri, su stresi, assimilyasiya sahəsi, quru biokütlə*

GİRİŞ

Sahə şəraitində bitkilər tez-tez quraqlığın və yüksək temperaturun təsirinə məruz qalırlar. Quraqlıq - bütün dünyada bitkilərin böyüməsini və məhsuldarlığını məhdudlaşdıran əsas ekoloji faktordur. Quraqlıq stresi ağızcıqların qapanması və transpirasiya sürətinin zəifləməsi, bitki toxumalarında su potensialının azalması, böyümənin limitlənməsi və fotosintezin zəifləməsi, absis turşusu, sorbitol, mannitol və prolinin akkumulyasiyası, radikalları söndürən birləşmələrin - ascorbat, qlutation və α-tokoferolun əmələ gəlməsi ilə nəticələnir (Yordanov et al., 2003). Bu fizioloji reaksiyalarla yanaşı bitkilər morfoloji dəyişikliklərə də məruz qalırlar. Fotosintez və hüceyrənin böyüməsi quraqlığın təsirinə məruz qalan ilkin proseslərdəndir (Chaves, 1991). Bitkilərin biokütləsinin 90%-dən çoxu fotosintez məhsullarından əmələ gəlir (Makino, 2011).

Buğda (*Triticum* L.) Azərbaycanda geniş becərilən əsas ərzaq bitkisidir. Dəmyə şəraitində buğda bitkisinin mühüm inkişaf mərhələləri (sünbülləmə, çiçəkləmə, dənin formalaşması və yetişkənlik) torpaqda su çatışmazlığının gücləndiyi vaxtda baş verir.

Quraqlıq şəraitində yarpaqda turqorun və su potensialının azalmasına, atmosferdə su buxarı təzyiqinin yüksək defisitinə və köklərdə yaranan kimyəvi siqnallara cavab olaraq ağızcıqlar qapanır (Maroco et al., 1997; Chaves et al., 2009). Su stresi zamanı fotosintezin zəifləməsi ilk növbədə ağızcıqların keçiriciliyinin azalması nəticəsində baş verir, və bu iki parametr arasında yüksək dərəcədə tənzimləmə vardır (Brestik, Zivcak, 2013). Quraqlıq artdıqca ağızcıqların qapanması güclənir, fotosintezin sürəti azalır (Medrano et al., 2002). Sahə şəraitində transpirasiyanın ağızcıqlarla tənzimlənməsi bitkilərin su stresinə ilk cavabı olub, yarpaqlar vasitəsilə udulan CO_2-nin azalmasına gətirib çıxarır (Chaves et al., 2002). Ağızcıqların keçiriciliyi yarpağın su statusuna nisbətən torpaqda suyun miqdarı ilə daha sıx əlaqəlidir. Quraqlıq stresinə məruz qalmış bitkilərdə fotosintezin sürətinin azalması ağızcıqların qapanması və fotokimyəvi (NADPH və ATP təchizi), biokimyəvi (RuBP regenerasiyasının və RuBisCo aktivliyinin azalması) proseslərin pozulması nəticəsində baş verir (Flexas et al., 2007, Lawlor and Cornic, 2002). Quraqlığa tolerant bitkilərdə ağızcıqların fəaliyyətinin tənzimlənməsi stres şəraitində müəyyən qədər CO_2 fiksasiyasını təmin edir, ona görə də sudan istifadə effektivliyi artır (Lawlor, 2002).

Quraqlıq stresi buğdanın quru biokütləsinin (Changhai et al., 2010), yarpağın nisbi su tutumunun (Dulai et al., 2006), yarpaq sahəsinin (İzanloo et al., 2008) azalmasına səbəb olur. Bitkinin boyunun, yarpaq sahəsinin və yarpaq sahə indeksinin azalması sudan istifadəni yaxşılaşdırır və quraqlıq stresinin zərərli təsirini azaldır (Mitchell et al., 1998).

Tədqiqatın məqsədi su stresinin yumşaq buğda genotiplərinin yarpaqlarında qaz mübadiləsi parametrlərinə, nisbi su tutumuna, assimilyasiya sahəsinə, quru biokütləsinə təsirini öyrənmək olmuşdur.

MATERİALVƏ METODLAR

Tədqiqatın materialı kimi sünbülləmə fazasına və yarpaqların orientasiyasına görə fərqlənən 7 yumşaq buğda genotipləri: Qobustan, Qiymətli-2/17, Qırmızı gül-1, Əzəmətli-95, Tale-38, 12^{nd}FAWWON№97, 4^{th}FEFWSN№50 seçilmişdir. Bu genotiplər ET Əkinçilik İnstitutunun Abşeron

Yardımçı Təcrübə Təsərrüfatı sahəsində vegetasiya müddətində vaxtaşırı suvarılan (nəzarət) və suvarılmayan (təcrübə) variantlarda hər biri 10 m^2 ərazidə 3 təkrarda becərilmişdir. Qaz mübadiləsi parametrləri – fotosintezin sürəti (P_n), ağızcıqların keçiriciliyi (g_s), hüceyrəarası sahələrdə CO_2 qatılığı (C_i), transpirasiya sürəti (T_r) Lİ-6400 Səyyar Fotosintez Sistemindən (Lİ-COR Biosciences, ABŞ) istifadə etməklə genotiplərin boruyaçıxma fazasından dənin süd yetişkənlik fazasına qədər flaq və flaqaltı yarpaqlarda səhər saat 9^{00}-11^{00} arasında ölçülmüşdür. Mezofil hüceyrələrinin keçiriciliyi P_n/C_i, sudan istifadənin effektivliyi P_n/T_r nisbətlərinə görə hesablanmışdır. İşığın intensivliyini ölçmək üçün Lİ-250A (Pyranometer PY 71968, Lİ-COR Biosciences, ABŞ) cihazından istifadə edilmişdir. Flaq yarpağın nisbi su tutumu 4 təkrarda təyin edilmişdir. Bunun üçün genotiplərin flaq yarpağı kəsilib götürüldükdən sonra polietilen torbaya yerləşdirilmiş, yaş çəkisi təyin edilmişdir. Daha sonra flaq yarpaqlar içərisində distillə suyu olan sınaq şüşələrində bir sutka qaranlıq yerdə saxlanılmışdır. Yarpağın üst və alt səthləri filtr kağızı ilə yüngül qurudulduqdan sonra su ilə doymuş çəkisi təyin edilmişdir. Sonra yarpaqlar termostatda bir sutka 105°C-də qurudulmuşdur və quru çəkisi təyin edilmişdir. Yarpağın nisbi su tutumu aşağıdakı asılılığa görə hesablanmışdır:

NST%= [(Yaş çəki - quru çəki)/(su ilə doymuş çəki - quru çəki)] x 100

Flaq yarpağın assimilyasiya sahəsi avtomatik sahə ölçən cihazdan (AAC-400, Hayashi Denkon Co., LTD, Yaponiya) istifadə etməklə təyin edilmişdir. Xüsusi səthin sıxlığı (vahid sahəyə düşən quru maddə) yarpağın quru maddəsinin assimilyasiya sahəsinə nisbəti kimi təyin edilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Yumşaq buğda nümunələrinin yarpaqlarında qaz mübadiləsi parametrlərinin genotipik müxtəlifliyi və ontogenetik dəyişkənliyi müəyyən olunmuşdur (cədvəl 1). Ağızcıqların keçiriciliyi (g_s) işıqlanma, havanın temperaturu və nisbi rütubətə çox həssasdır. Yaşıl yarpaqda ağızcıqların keçiriciliyi g_s transpirasiya sürətini (T_r) və fotosintezin sürətini (P_n) güclü tənzimləyir. P_n artdıqda hüceyrələrarası sahələrdə CO_2 qatılığı (C_i) azalır. C_i-nin flaq yarpaqla müqayisədə flaqaltı yarpaqda və stresin təsirindən hər iki yarus yarpaqda artdığı müəyyən olunmuşdur. P_n genotiplərin ontogenezinin sünbülləmə fazasında daha yüksəkdir. Flaq və flaqaltı yarpaqlarda P_n-nin göstəricisi 4thFEFWSN№50 və Tale-38 genotiplərində digər genotiplərlə müqayisədə daha yüksəkdir. Əzəmətli-95 və Tale-38 genotiplərinin flaq yarpağında P_n çiçəkləmə fazasında sünbülləmə fazasına yaxındır. g_s və T_r daha yüksək qiymətləri Tale-38 və 4thFEFWSN№50 genotiplərində müşahidə olunmuşdur. g_s-nin ən kiçik qiyməti 12ndFAWWON№97 və Qiymətli-2/17 genotiplərində aşkar olunmuşdur. Dənin formalaşması fazasında C_i daha yüksəkdir. C_i-nin ən yüksək göstəricisi 12ndFAWWON№97 genotipində müşahidə olunmuşdur. Flaq yarpağın inkişafı zamanı fotosintezin sürəti davamlı artır və maksimal qiymətə sünbülləmə fazasında çatır (Aliyev, 2010).

Müəyyən edilmişdir ki, ontogenezin bütün fazaları quraqlıq stresinə eyni dərəcədə həssas deyildir. Quraqlıq stresi zamanı boruyaçıxma fazasında qaz mübadiləsi parametrlərinin daha çox azalması flaq yarpağında müşahidə olunmuşdur. Qiymətli-2/17, Əzəmətli-95, 4thFEFWSN№50 genotiplərinin flaq yarpaqlarında fotosintezin sürəti daha çox azalmışdır. Qiymətli-2/17, Tale-38 genotiplərində isə su stresinin təsirindən fotosintezin sürəti (P_n) flaq yarpaqda azalmış, flaqaltı yarpaqda isə artmışdır. Quraqlığın təsirindən sünbülləmə fazasında Qobustan genotipinin flaq yarpağında g_s 22%, P_n 12%, T_r 5%, C_i 6%, flaqaltı yarpağında g_s 53%, P_n 35%, T_r 37%, azalmışdır. Həmin fazada Qiymətli-2/17 genotipinin flaq yarpağında g_s 14%, P_n 34%, T_r 23%, flaqaltı yarpağında g_s 21%, P_n 28%, T_r 37% azalmış, C_i 9% və 5% artmışdır. Qırmızı gül-1 genotipinin sünbülləmə fazasında flaq yarpaqda g_s 31%, P_n 37%, T_r 21% azalmış, C_i 4% artmışdır. Flaqaltı yarpaqda P_n-nin artması hesabına C_i 8% azalmışdır. Əzəmətli-95 genotipinin hər iki yarus yarpaqlarında C_i artmış, flaq yarpaqda g_s 26%, P_n 15%, T_r 9%, flaqaltı yarpaqda g_s 12%, P_n 21%, T_r 4% azalmışdır. Tale-38 genotipinin flaq yarpağında g_s 4%, P_n 13%, T_r 8%, flaqaltı yarpağında g_s 27%, P_n 27%, T_r 26% azalmış, C_i flaq yarpaqda 4%, flaqaltı yarpaqda 3% artmışdır. 12ndFAWWON№97 genotipinin flaq yarpağında g_s 17%, P_n 35%, T_r 12%, C_i18%, flaqaltı yarpağında g_s 5%, P_n 9%, T_r5%, C_i 7% azalmışdır. 4thFEFWSN№50 genotipinin flaq yarpağında g_s 19%, P_n 29%, T_r 11% azalmış, C_i 8% artmışdır. Flaqaltı yarpaqda g_s, C_i, T_r artmış, Pn 19% azalmışdır. Qobustan genotipi ilə müqayisədə sünbülləmə fazasına gec daxil olan Qırmızı gül-1, 12ndFAWWON№97, 4thFEFWSN№50 genotiplərində flaq yarpağın formalaşması daha quraq şəraitdə baş verdiyindən g_s, P_n,T_r bu yarusda daha çox azalır.

Aşkar edilmişdir ki, çiçəkləmə, dənin formalaşması, süd yetişkənlik fazaları su stresinə daha çox həssasdır. Qobustan genotipinin flaq yarpağında g_s 22%, P_n 27%, T_r 3%və C_i 5%, flaqaltı yarpağında g_s 65%, P_n 46%, T_r 54%, C_i 11% azalmışdır. Qiymətli-2/17 genotipinin flaq yarpağında g_s 18%, P_n 22%, T_r 40% azalmış, C_i4% artmışdır. Flaqaltı yarpaqda g_s 60%, P_n 28%, C_i 14%, T_r 55% azalmışdır. Qırmızı gül-1 genotipinin

flaq yarpağında g_s 18%, P_n 19%, T_r 16% azalmış, C_i 4% artmış, flaqaltı yarpaqda g_s 29%, P_n 13%, T_r 22% azalmışdır. Əzəmətli-95 genotipinin flaq yarpağında g_s 14%, P_n 35%, T_r 20%, flaqaltı yarpağında g_s 11%, P_n 35%, T_r 14% azalmışdır. C_i hər iki yarus yarpaqda artmışdır. Tale-38 genotipinin flaq yarpağında g_s 61%, P_n 25%, T_r 29%, C_i 6%, flaqaltı yarpağında g_s 63%, P_n53%, T_r 42% azalmışdır. Flaqaltı yarpaqda C_i 6% artmışdır. 12ndFAWWON№97 genotipinin flaq yarpağında g_s 30%, P_n 41%, T_r 25%, flaqaltı yarpağında g_s 43%, P_n 38%, T_r 39% azalmışdır. C_i flaq yarpaqda 5%, flaqaltı yarpaqda 20% artmışdır. 4thFEFWSN№50 genotipinin flaq yarpağında g_s 48%, P_n 34%, T_r 29%, C_i 5%, flaqaltı yarpağında g_s 60%, P_n 38%, T_r 51%, C_i 18% azalmışdır.

Su stresinin təsirindən dənin formalaşması fazasında Qobustan genotipinin flaq yarpağında g_s 38%, P_n 17%, T_r 25%, C_i 2%, flaqaltı yarpaqda g_s 16%, P_n 29%, T_r 32%, C_i 5% azalmışdır. Qiymətli-2/17 genotipinin flaq yarpağında g_s11%, P_n 51%, T_r 32%, flaqaltı yarpağında g_s 56%, P_n 55%, T_r 60% azalmışdır. C_i flaq yarpaqda 17%, flaqaltı yarpaqda 3% artmışdır. Qırmızı gül-1 genotipinin flaq yarpağında g_s 35%, P_n 42%, T_r 14%, flaqaltı yarpağında g_s 42%, P_n 67%, T_r 27%, C_i14% azalmışdır. Əzəmətli-95 genotipinin flaq yarpağında g_s 31%, P_n 35%, T_r 18%, flaqaltı yarpağında g_s37%, P_n 33%, T_r 20%, C_i 15% azalmışdır. C_i flaq yarpaqda 3% artmışdır. Tale-38 genotipinin flaq yarpağında g_s 17%, P_n 38%, T_r 20% azalmış, C_i 8% artmışdır. 12ndFAWWON№97 genotipinin flaq yarpağında g_s 20%, P_n 17%, T_r 1% azalmış, C_i 5% artmışdır, flaqaltı yarpaqda g_s 26%, P_n 64%, T_r 27%, C_i 7% azalmışdır. 4thFEFWSN№50 genotipinin flaq yarpağında g_s 47%, P_n 18%, T_r 23%, C_i 3%, flaqaltı yarpaqda g_s 17%, P_n 44%, T_r 10%, C_i 10% azalmışdır. Qeyd etmək lazımdır ki, dənin formalaşması fazasında flaq yarpaqda P_n-nin azalması Qobustan, 12ndFAWWON№97, 4thFEFWSN№50 genotiplərində Qiymətli-2/17, Qırmızı gül-1, Əzəmətli-95, Tale-38 genotipləri ilə müqayisədə az baş vermişdir.

Ontogenezin sonuna doğru yarpaqların təbii qocalması, stres şəraitində bu prosesin sürətlənməsi qaz mübadiləsi parametrlərinin kəskin azalmasına səbəb olmuşdur. Qobustan genotipinin flaq yarpağında P_n 59%azalması zamanı, C_i15% artmışdır. Qiymətli-2/17 genotipinin flaq yarpağında g_s 43%, P_n 15%, T_r 31%, C_i 6%, flaqaltı yarpağında g_s 53%, P_n 61%, T_r 42%, C_i 4% azalmışdır. Qırmızı gül-1 genotipinin flaq yarpağında g_s 24%, P_n 39%, T_r13% azalmış, C_i 8% artmışdır.Əzəmətli-95 genotipinin flaq yarpağında g_s 65%, P_n 61%, T_r 53%, C_i 4%, flaqaltı yarpağında g_s 90%, P_n 74%, C_i24%, T_r 82% azalmışdır. Tale-38 genotipinin flaq yarpağında g_s 40%, P_n 30%, T_r 31% azalmışdır. Flaqaltı yarpaqda g_s-nin çox zəif azalması zamanı T_r də zəif azalmış, lakin P_n əhəmiyyətli dərəcədə 26% azalmışdır. Bu onu göstərir ki, g_s-nin dəyişməsi əsasən T_r-ə təsir edir. C_i flaq yarpaqda 13%, flaqaltı yarpaqda 9% artmışdır.12ndFAWWON№97 genotipinin flaq yarpağında g_s 53%, P_n 62%, T_r 49%, C_i 31%, flaqaltı yarpağında g_s 55%, P_n 61%, T_r 50%, C_i 15% azalmışdır. 4thFEFWSN№50 genotipininflaq yarpağında P_n 10%, flaqaltı yarpaqdag$_s$ 61%, P_n 47%,T_r 55% azalmışdır.

Hüceyrəarası sahələrdən CO_2-nin xloroplastlara diffuziyası mezofil hüceyrələrinin keçiriciliyindən (g_m) asılıdır. g_m yumşaq buğda genotiplərinin ontogenezinin sünbülləmə fazasında ən yüksəkdir (cədvəl 2). g_m-in ən yüksək qiyməti 4thFEFWSN№50 (0,110 mol·m^{-2}·s^{-1}) və Tale-38 (0,0896 mol·m^{-2}·s^{-1}) genotiplərində aşkar olunmuşdur. Bu genotiplərdə P_n ən yüksək olmuşdur. g_m su stresinin təsirindən azalır. Yarpaq səviyyəsində sudan istifadə effektivliyi (SİE) P_n/T_r nisbətinə görə təyin edilir (cədvəl 2). Changai və b. (2010) görə quraqlıq stresi şəraitində sudan istifadə effektivliyi artır. Müəlliflərə görə P_n-ə nisbətən T_r g_s-yə daha həssasdır və quraqlıq stresi zamanı T_r daha çox azalır. Çiçəkləmə fazasında SİE Qiymətli-2/17 genotipinin hər iki yarus yarpağında artmış, Əzəmətli-95 genotipinin hər iki yarus yarpağında azalmışdır. Qobustan, Qırmızı gül-1, 12ndFAWWON№97,4th FEFWSN№50 genotiplərinin flaqaltı, Tale-38 genotipinin flaq yarpağında SİE artmışdır. Zəif su stresi zamanı ağızcıqların keçiriciliyinin azalması stresə qarşı müdafiə təsirinə malikdir və bitkilərin suyu saxlamasına, sudan istifadə effektivliyinin yaxşılaşmasına imkan verir (Chaves et al., 2009).

Quraqlıq stresi şəraitində P_n-nin azalması g_s və g_m-in paralel azalması hesabına baş verir. 3 saylı cədvəldə suvarılan və quraqlıq şəraitlərində buğda genotiplərinin qaz mübadiləsi göstəriciləri arasında korrelyasiya göstərilmişdir. P_n həm g_s, həm də g_m ilə suvarılan (r=0,604 və r=0,991) və quraqlıq şəraitlərində (r=0,464 və r=0,982) müsbət və etibarlı asılılıqdadır. Ancaq P_n və g_m arasında asılılıq daha güclüdür. Bu onu göstərir ki, fotosintezin sürətinin tənzimlənməsində mezofil hüceyrələrinin keçiriciliyi və digər metabolik faktorlar dominant rola malikdir.

C_i ilə P_n, T_r, xüsusilə g_m arasında mənfi və güclü asılılıq vardır. Suvarılan şəraitlə müqayisədə su stresi şəraitində C_i ilə g_m arasında korrelyasiya daha güclüdür. T_r ilə P_n, g_s və g_m müsbət və əhəmiyyətli asılılqdadır. Suvarılan şəraitdə T_r və g_m arasında asılılq daha güclüdür. Güman etmək olar ki, su ilə yaxşı təmin olunma zamanı g_m-in artması T_r-i gücləndirir. Su stresi şəraitində T_r ilə g_s arasında əlaqə T_r ilə g_m arasındakı əlaqədən daha güclüdür.

Cədvəl 1. Quraqlıq stresinin yumşaq buğda genotiplərinin yarpaqlarında qaz mübadiləsinə təsiri

Genotiplər	Təcrübənin variantı		İnkişaf fazaları																			
			boruyaçıxma				sünbülləmə				çiçəkləmə				dənin formalaşması				süd yetişkənlik			
			P_n	g_s	C_i	T_r	P_n	g_s	C_i	T_r	P_n	g_s	C_i	T_r	P_n	g_s	C_i	T_r	P_n	g_s	C_i	T_r
Qobustan	S	flaq	11,02	0,471	328	3,39	20,7	0,692	299	5,51	15,5	0,495	305	6,55	10,7	0,576	330	7,19	5,1	0,115	308	2,0
		flaqaltı	8,53	0,467	339	3,16	9,87	0,513	341	4,43	9,46	0,407	326	5,99	5,30	0,198	339	3,34	2,39	0,06	313	1,14
	Q	flaq	11,02	0,310	309	3,22	18,2	0,543	280	5,22	11,3	0,385	290	6,33	8,89	0,355	325	5,40	2,11	0,067	356	1,96
		flaqaltı	14,2	0,559	320	4,29	6,43	0,241	339	2,79	5,12	0,141	291	2,77	3,78	0,166	322	2,26	-	-	-	-
Qiymətli-2/17	S	flaq	15,56	0,467	306	3,51	21,2	0,426	269	5,66	16,8	0,481	292	7,89	15,8	0,401	289	6,8	8,71	0,315	328	5,22
		flaqaltı	12,73	0,438	309	3,55	13,4	0,371	304	4,96	10,5	0,360	322	5,71	9,28	0,293	314	5,22	6,54	0,208	324	3,92
	Q	flaq	8,54	0,199	300	2,29	14,0	0,367	294	4,34	13,1	0,394	305	4,69	7,79	0,358	339	4,64	7,36	0,181	307	3,63
		flaqaltı	14,13	0,408	302	3,74	9,63	0,293	320	3,12	7,56	0,145	277	2,56	4,22	0,128	323	2,11	2,56	0,098	312	2,26
Qırmızı gül-1	S	flaq	15,36	0,411	301	6,16	21,8	0,523	279	7,19	16,1	0,368	282	6,90	14,8	0,420	312	5,58	8,24	0,19	292	3,79
		flaqaltı	13,00	0,437	308	5,84	11,1	0,472	321	5,85	9,14	0,344	318	6,03	7,11	0,316	346	4,35	5,87	0,11	286	2,19
	Q	flaq	14,93	0,374	297	5,83	13,7	0,363	289	5,66	13,1	0,300	292	5,82	8,60	0,275	314	4,78	5,01	0,144	315	3,31
		flaqaltı	11,99	0,333	311	5,33	11,7	0,326	294	5,09	7,96	0,244	318	4,70	2,35	0,184	303	3,17	4,54	0,09	318	2,00
Əzəmətli-95	S	flaq	15,56	0,444	290	5,61	20,3	0,574	289	5,39	20,0	0,461	283	6,24	12,5	0,388	300	5,35	8,94	0,217	309	4,17
		flaqaltı	15,50	0,470	299	5,60	18,4	0,472	283	4,81	13,4	0,343	298	5,33	8,49	0,329	353	4,67	6,14	0,189	322	3,72
	Q	flaq	10,91	0,379	310	4,32	17,2	0,425	297	4,92	13,0	0,396	288	5,00	8,07	0,268	310	4,38	3,48	0,076	299	1,97
		flaqaltı	10,37	0,435	321	4,21	14,5	0,415	294	4,64	8,67	0,306	302	4,57	5,72	0,206	300	3,72	1,6	0,019	253	0,67
Tale-38	S	flaq	9,73	0,279	284	4,51	23,3	0,455	260	6,97	21,6	0,784	298	8,89	15,7	0,362	279	5,94	9,49	0,146	258	3,54
		flaqaltı	12,49	0,502	314	5,63	14,3	0,555	305	7,04	14,2	0,633	321	7,08	7,65	0,230	360	4,47	7,69	0,133	266	2,98
	Q	flaq	8,32	0,215	295	3,52	20,2	0,439	271	6,39	16,3	0,304	280	6,34	9,76	0,299	300	4,73	6,65	0,088	291	2,44
		flaqaltı	13,7	0,375	293	4,48	10,4	0,403	314	5,18	6,72	0,237	339	4,14	7,55	0,279	328	3,89	5,72	0,13	291	2,81
12ndFAW WON№97	S	flaq	13,2	0,285	294	5,45	21,5	0,417	305	6,34	18,5	0,476	284	7,73	12,2	0,400	305	5,62	9,31	0,115	230	2,96
		flaqaltı	13,7	0,374	301	6,50	12,9	0,334	299	5,77	12,6	0,292	303	5,61	9,87	0,168	372	3,29	5,46	0,078	255	1,88
	Q	flaq	12,2	0,281	292	5,83	13,9	0,345	280	5,55	10,9	0,331	299	5,76	10,1	0,320	320	5,56	3,58	0,054	301	1,51
		flaqaltı	11,73	0,354	304	6,17	11,8	0,318	279	5,49	7,79	0,165	366	3,4	3,6	0,125	346	2,40	2,11	0,035	293	0,94
4thFEFWSN	S	flaq	17,46	0,319	266	6,87	28,5	0,629	257	9,07	18,2	0,476	284	7,73	13,6	0,658	318	7,74	6,65	0,254	317	5,96
		flaqaltı	17,03	0,417	284	7,58	14,1	0,38	295	6,3	12,6	0,292	302	5,61	8,10	0,216	359	3,76	4,02	0,082	285	2,27
	Q	flaq	13,6	0,198	251	4,65	20,1	0,507	278	8,04	12,1	0,247	269	5,45	11,2	0,349	307	5,97	6,02	0,302	333	6,14
		flaqaltı	15,43	0,302	264	6,25	11,4	0,408	305	6,33	7,85	0,118	248	2,74	4,53	0,179	322	3,37	2,13	0,032	278	1,03

Qeyd: S - suvarılan variant, Q - quraqlıq variant; P_n - fotosintezin sürəti (μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), g_s - ağızcıqların keçiriciliyi (mol $H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), C_i - hüceyrəarası sahələrdə CO_2 qatılığı (μmol $CO_2 \cdot mol^{-1}$), T_r - transpirasiya sürəti (mmol $H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

Cədvəl 2. Su stresinin mezofil hüceyrələrin keçiriciliyinə (g_m) və sudan istifadə effektivliyinə (SİE) təsiri

Göstərici	Təcrübə şərraiti	Yarpaq yarusu	Qobustan	Qiymətli-2/17	Qırmızı gül-1	Əzəmətli-95	Tale-38	12ndFAWWON№97	4thFEFWSN№50
g_m ($molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	S	flaq	0,069	0,079	0,078	0,070	0,090	0,071	0,111
		flaqaltı	0,029	0,044	0,037	0,065	0,047	0,043	0,048
	Q	flaq	0,065	0,048	0,047	0,058	0,075	0,050	0,072
		flaqaltı	0,019	0,030	0,039	0,049	0,033	0,042	0,037
SİE ($\mu mol\ CO_2 \cdot mmol^{-1} H_2O$)	S	flaq	2,37	2,13	2,33	3,21	2,43	2,39	2,35
		flaqaltı	1,58	1,84	1,52	2,51	2,01	2,25	2,24
	Q	flaq	1,79	2,79	2,25	2,60	2,57	1,89	2,22
		flaqaltı	1,85	2,95	1,69	1,90	1,62	2,29	2,86

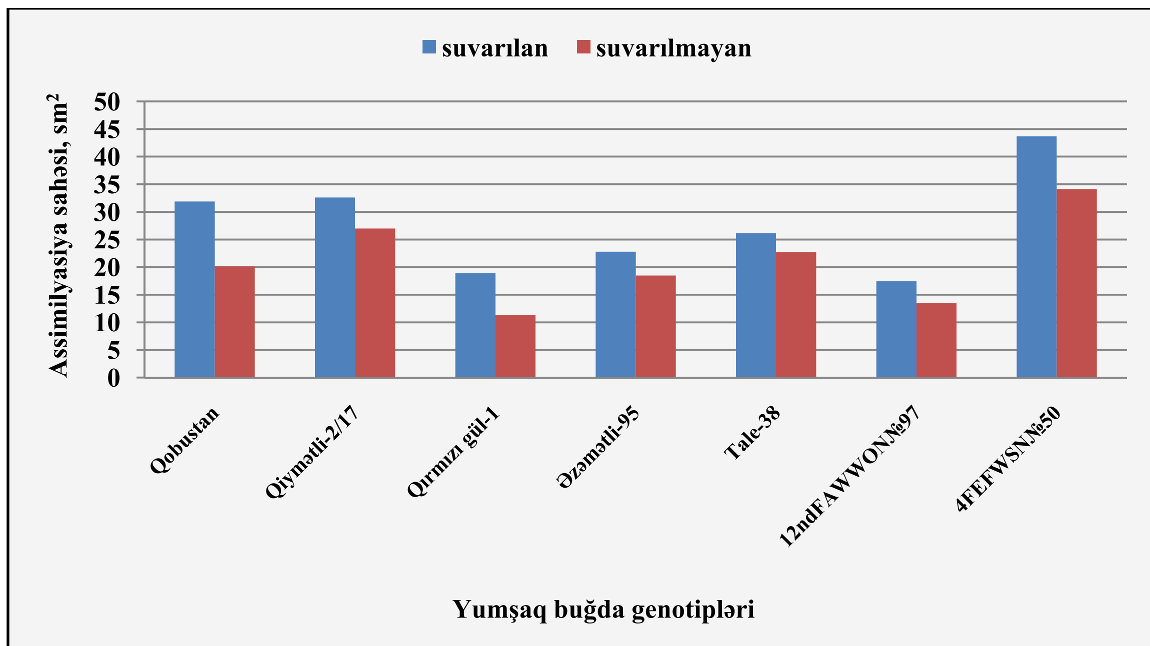
Cədvəl 3. Qaz mübadiləsi göstəriciləri arasında korrelyasiya əmsalları

	Göstəricilər	P_n	g_s	C_i	T_r	g_m	
Suvarılan	P_n	**1**	0,464**	-0,729**	0,592**	0,982**	Quraqlıq
	g_s	0,604**	**1**	0,107 ns	0,698**	0,348*	
	C_i	-0,700**	-0,162ns	**1**	-0,243 ns	-0,831**	
	T_r	0,742**	0,588**	-0,497**	**1**	0,514**	
	g_m	0,991**	0,552**	-0,769**	0,730**	**1**	

**** -** korrelyasiya 0,01 səviyyəsində əhəmiyyətlidir; *** -** korrelyasiya 0,05 səviyyəsində əhəmiyyətlidir;
ns - əhəmiyyətli olmayan asılılıq

Qobustan genotipinin əksər inkişaf fazalarında g_s azalması g_m ilə müqayisədə daha çox baş vermişdir. Bu həmin genotipdə fotosintezin sürətinin digər genotiplərlə müqayisədə kəskin azalmamasına və ona görə də məhsuldarlığın az azalmasına səbəb olmuşdur. Digər genotiplərdə, əsasən g_s ilə müqayisədə g_m-in azalması daha çox baş vermişdir. Mezofil hüceyrələrinin müqavimətinin artması əsasən dərin su stresi ilə əlaqəlidir (Begg, Turner, 1976) və bu şəraitlərdə yüksək P_n-ə malik genotiplər yüksək g_m-ə malik olur. Siddique və b. (1999) su stresi zamanı g_m-in g_s ilə müqayisədə çox azaldığını müşahidə etmişdilər.

Flaq yarpaq dənin dolması üçün effektiv yarpaq sahəsinin 75%-ni əmələ gətirir (Miller, 1992). Su stresi şəraitində yumşaq buğda genotiplərinin flaq yarpağının assimilyasiya sahəsi azalır (Şəkil 1). Yumşaq buğda genotipləri arasında flaq yarpağın ən böyük assimilyasiya sahəsi 4thFEFWSN№50, Qiymətli-2/17, Qobustan, ən kiçik sahəsi 12ndFAWWON№97, Qırmızı gül-1 genotiplərində əmələ gəlmişdir. Quraqlıq stresi şəraitində flaq yarpağın assimilyasiya sahəsinin daha çox azalması Qırmızı gül-1 (40%) və Qobustan (37%) genotiplərində, daha az azalması Tale-38 (13%), Qiymətli-2/17(17%) genotiplərində baş vermişdir. Yarpağın sahəsinin azalması su qıtlığına adaptiv cavab olub, yarpağın transpirasiya səthinin azalması ilə nəticələnir (İzanloo et al., 2008). Uzun müddətli su stresi zamanı yarpaq sahəsinin kiçilməsi transpirasiyanın azalması yolu ilə torpaqdakı suyu bitkinin inkişafının sonrakı mərhələlərinə saxlamağa imkan verir (Tardieu, 2005). Su stresi şəraitində Əzəmətli-95 genotipində müşahidə etdiyimiz yarpağın burulması effektiv yarpaq sahəsini azaltmaqla udulan işığı və transpirasiyanı azaldır. Mum örtüyü ağızcıqların qapanması kimi oxşar rol oynayır, bitkilər tərəfindən udulan radiasiyanı azaldır, istilik stresindən qaçmağa imkan verir (Blum, 1988), yarpağın və sünbülün temperaturunu azaldır (Jonson



Şəkil 1. Su stresinin flaq yarpağın assimilyasiya sahəsinə təsiri

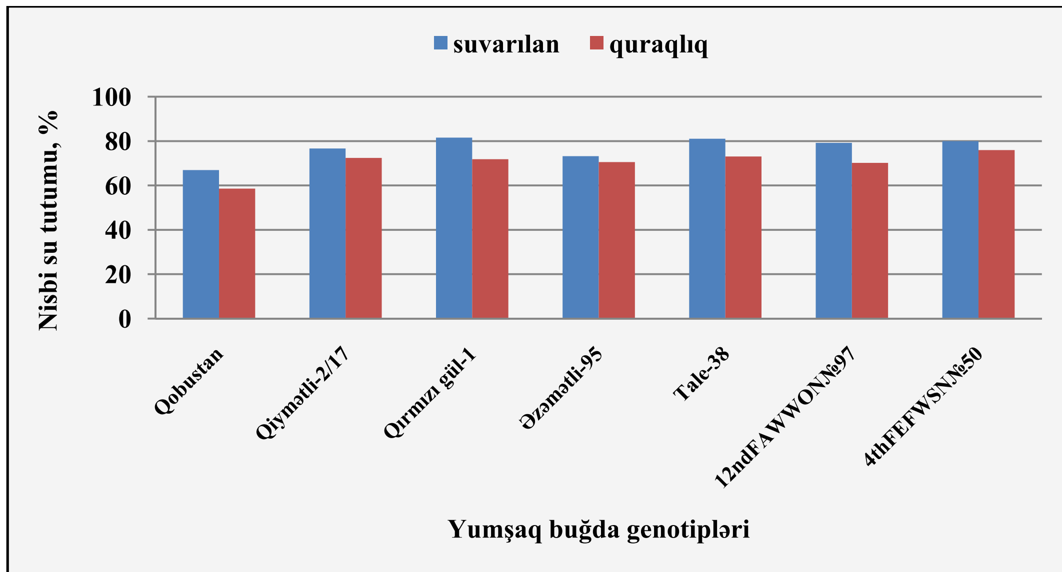
et al., 1983). Qiymətli-2/17 genotipində mum örtüyünün əmələ gəlməsi müşahidə olunmuşdur. Yarpaqları vertikal duran və mum örtüyünə malik genotiplər işığı az tutmaqla radiasiyadan daha effektiv istifadə edirlər (Reynolds et al., 2000).

Su stresi flaq yarpağın nisbi su tutumunun azalmasına səbəb olur (Şəkil 2). Suvarılan şəraitdə nisbi su tutumunun yüksək qiyməti sünbülləmə fazasına gec daxil olan Qırmızı gül-1, Tale-38, 4thFEFWSN№50, 12ndFAWWON№97 genotiplərində, su stresi şəraitində 4thFEFWSN№50, Tale-38, Qiymətli-2/17, Qırmızı gül-1 genotiplərində aşkar olunmuşdur. 2 saylı şəkildən göründüyü kimi, nisbi su tumunun ən kiçik qiyməti Qobustan genotipində müəyyən olunmuşdur. Bu həmin genotipin digər genotiplərlə müqayisədə flaq yarpağının qocalması ilə izah oluna bilər. Nisbi su tumunun daha çox azalması Qobustan (13%), Qırmızı gül-1 (12%),12ndFAWWON№97 (12%), nisbətən az azalması Əzəmətli-95 (4%), 4thFEFWSN№50 (5%), Qiymətli-2/17 (6%) genotiplərində baş vermişdir. Su stresi şəraitində davamlı genotiplər torpaqdan daha çox suyu absorbsiya etmək, ağızcıqlar vasitəsilə su itkisini tənzimləmək, osmolitlərin toplanması və toxumalarda turqorun saxlanması və köklərin daha dərinə inkişaf etməsi hesabına nisbi su tutumunun nisbətən az azalmasına nail olurlar. Nisbi su tutumu yarpağın sahəsi ilə müsbət və etibarlı asılılıqdadır (Khakwani et al., 2011). Su stresinə cavab olaraq yarpağın qaz mübadiləsi parametrlərinin daha tez və intensiv azalmasına baxmayaraq, yarpağın nisbi su tutumunun azalması nisbətən gec baş verir.

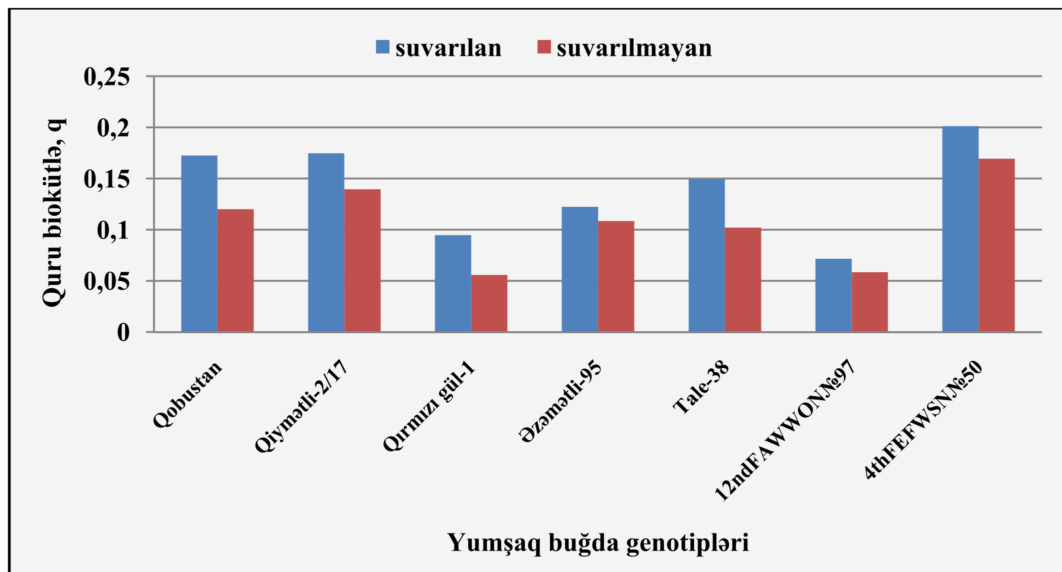
Müəyyən edilmişdir ki, su stresi yumşaq buğda genotiplərinin flaq yarpağının quru biokütləsini azaldır (Şəkil 3). Quru biokütlənin daha çox toplanması 4thFEFWSN№50, Qiymətli-2/17, Qobustan genotiplərində, daha az toplanması isə 12ndFAWWON№97, Qırmızı gül-1 genotiplərində baş vermişdir. Su stresindən quru biokütlənin daha az azalması Əzəmətli-95 (11%), 12ndFAWWON№97 genotiplərində aşkar edilmişdir. Qırmızı gül-1 və Qobustan genotiplərində digər genotiplərlə müqayisədə yarpaq sahəsinin daha çox azalması hesabına quru biokütlə daha çox, müvafiq olaraq 41% və 30% azalmışdır. Tale-38 genotipində də flaq yarpağın quru biokütləsi nisbətən çox - 32% azalmışdır.

Su stresi şəraitində flaq yarpağın xüsusi səth sıxlığı (mq/mm^2) Qiymətli-2/17, Qırmızı gül-1, Tale-38 genotiplərində azalır, Qobustan, Əzəmətli-95, 12ndFAWWON№97, 4thFEFWSN№50 genotiplərində isə artmışdır. Su stresinin təsirindən xüsusi səthin sıxlığının artmasına səbəb quru maddəyə nisbətən assimilyasiya sahəsinin daha çox azalmasıdır. Tale-38 genotipində xüsusi səthin sıxlığı daha çox (21%) azalmışdır, bu, quru maddənin assimilyasiya sahəsinə nisbətən daha çox azalması hesabına baş vermişdir.

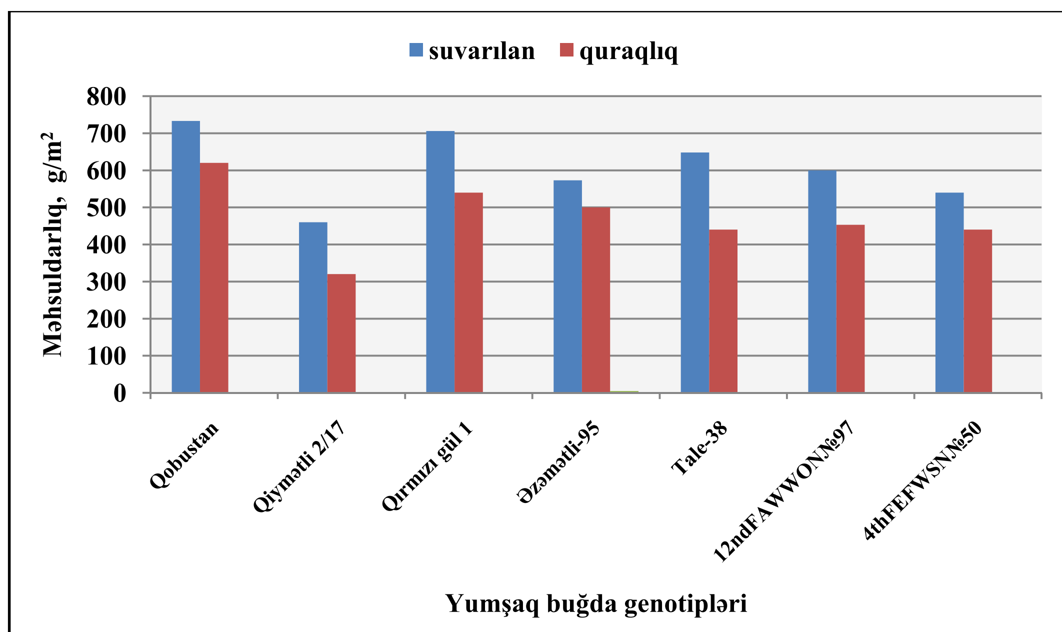
Genotiplərin məhsuldarlığı aqronomik, morfoloji əlamətlərin və fizioloji, biokimyəvi proseslərin ətraf mühitlə qarşılıqlı təsiri altında formalaşır. Suvarılan şəraitdə Qobustan, Qırmızı gül 1, Tale-38 genotiplərinin məhsuldarlığı yüksək olmuşdur (Şəkil 4). Su stresi şəraitində Qobustan, Qırmızı gül 1, Əzəmətli-95 genotiplərinin məhsuldarlığı yüksək olmuşdur. Su stresi zamanı məhsuldarlığın daha çox azalması Tale-38 (32%), Qiymətli-2/17 (30%), daha az azalması isə Əzəmətli-95 (13%), Qobustan (19%), 4thFEFWSN№50 (19%) genotiplərində baş vermişdir.



Şəkil 2. Su stresinin flaq yarpağın nisbi su tutumuna təsiri



Şəkil 3. Su stresinin flaq yarpağın quru biokütləsinə təsiri



Şəkil 4. Quraqlıq stresinin yumşaq buğda genotiplərinin məhsuldarlığına təsiri

Beləliklə, quraqlıq stresi yumşaq buğda genotiplərinin fizioloji proseslərində, morfoloji əlamətlərində müəyyən adaptiv dəyişikliklərin yaranmasına səbəb olur. Su stresi şəraitində fizioloji parametrlərin dəyişməsinə görə demək olar ki, genotiplərin su stresindən müdafiə qabiliyyəti və müdafiə mexanizmlərinin işə düşmə sürəti fərqlidir. Qobustan genotipinin sünbülləmə fazasına digər genotiplərlə müqayisədə tez daxil olması quraqlıq stresindən qaçmağa imkan verir və fizioloji yetişkənliyinə qədər olan günlərin sayı artmaqla assimilyatların dəndə daha çox toplanması baş verir. Bununla yanaşı, Qobustan genotipində su stresinin təsirindən flaq yarpağın assimilyasiya sahəsinin və quru bioktləsinin azalması baş versə də, xüsusi səthin sıxlığının daha çox artması, mezofil hüceyrələrinin CO_2-yə keçiriciliyinin və fotosintezin sürətinin nisbətən az azalması baş vermişdir. Su stresi şəraitində Əzəmətli-95 genotipində flaq yarpağın assimilyasiya sahəsinin, quru biokütləsinin, nisbi su tutumunun nisbətən az azalması, xüsusi səth sıxlığının isə artması baş vermişdir. Ontogenezdə qaz mübadiləsi parametrlərinin su stresinin təsirindən nisbətən az azalması Əzəmətli-95 genotipində müşahidə olunmuşdur. Tale-38 və 4thFEFWSN№50 genotipləri qaz mübadiləsi parametrlərinin ən yüksək göstəricisi ilə xarakterizə olunurlar. Tale-38 genotipində su stresi zamanı assimilyasiya sahəsi az azalsa da, quru biokütlə və xüsusi səthin sıxlığı kəskin azalmışdır. 4thFEFWSN№50 genotipi flaq yarpağın ən böyük assimilyasiya sahəsini və quru biokütləsini əmələ gətirsə də sünbülləmə fazasına gec daxil olması fotosintez məhsullarının dəndə toplanma müddətini azaldır. 12ndFAWWON№97 və Qırmızı gül-1 genotipləri flaq yarpağın ən kiçik assimilyasiya sahəsini və quru biokütləsini əmələ gətirir. Qırmızı gül-1 genotipində 12ndFAWWON№97 genotipi ilə müqayisədə su stresi şəraitində flaq yarpağın assimilyasiya sahəsinin və quru biokütləsinin daha çox azalması baş versə də qaz mübadiləsi parametrlərinin daha çox azalması 12ndFAWWON№97 genotipində müşahidə olunmuşdur. Qiymətli-2/17 genotipində mum örtüyünün yaxşı inkişaf etməsi yarpağın su potensialının qoruyub saxlamağa imkan verir, nəticədə flaq yarpağın assimilyasiya sahəsi, nisbi su tutumu, quru biokütləsi kəskin azalmamışdır. Lakin Qiymətli-2/17 genotipinin qaz mübadiləsi parametrlərinin ontogenezdə daha çox azalması baş vermişdir. Öyrənilən fizioloji əlamətlərin əsasında demək olar ki, Qobustan və Əzəmətli-95 genotipləri quraqlıq stresinə daha tolerantdır. Tale-38, Qiymətli-2/17, Qırmızı gül-1, 4thFEFWSN№50, 12ndFAWWON№97 genotiplərinin isə suvarılan şəraitdə becərilməsi daha məqsədəuyğundur.

ƏDƏBİYYAT

Aliyev J.A. (2010) Photosynthesis, photorespiration and productivity of Wheat and Soybean Genotypes. *Proceedings of ANAS (Biological Sciences),* **65(5-6):** 7-48.

Begg J.E., Turner N.C. (1999) Crop water deficits. *Adv.Agron.*, **28:** 161-217.

Brestic M., Zivcak M. (2013) PSII Fluorescence Techniques for Measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plants: Protocols and Applications. *Molecular Stress Physiology of Plants*: 87-131.

Blum A. (1988) Plant breeding for stress environments. Boca Raton, Florida: CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pps 1-223.

Changhai S., Baodi D., Yunzhou Q., Yuxin L., Lei S., Mengyu L., Haipei L. (2010) Physiological regulation of high transpiration efficiency in winter wheat under drought conditions. *Plant Soil Environ.,* **56(7):** 340-347.

Chaves M.M. (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.,* **42:** 1-16.

Chaves M.M., Pereira J.S., Maroco J., Rodrigues M.L., Ricardo C.P., Osorio M.L., Carvalho I., Faria T., Pinheiro C. (2002) How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany,* **89:** 907–916.

Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany,* **103:** 551-560.

Dulai S., Molnar I., Pronay J., Csernak A., Tarnai R., Molnar M.L. (2006) Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originated from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis,* **50(1-2):**11-17.

Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmes J., Kaldenhoff R., Medrano H., Ribas-Carbo M. (2007) Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO_2 concentration around leaves. *Plant, Cell & Environment,* **30:** 1284-1298.

Izanloo A., Condon A.G., Langridge P., Tester M., Schnurbusch T. (2008) Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. *J. Exp. Bot.,* **59(12):** 3327-3346.

Johnson D., Richards R., Turner N. (1983) Yield, water relations, gas exchange, and surface reflectances of near-isogenic wheat lines differing in glaucousness. *Crop Science,* **23:** 318-325.

Khakwani A.A., Dennett M.D., Munir M. (2011) Drought tolerance screening of wheat varieties by inducing water stress conditions. *Songklanakarin J.Sci. Technol.,* **33(2):** 135-142.

Lawlor D.W. (2002) Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomatal metabolism and the role of ATP. *Ann. Hort.,* **89:**871–885.

Lawlor D.W., Cornic G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment,* **25:** 275-294.

Makino A. (2011) Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. Plant Physiology **155:** 125-129.

Maroco J.P., Pereira J.S., Chaves M.M. (1997) Stomatal responses of leaf-to-air vapour pressure deficit in Sahelian species. *Aust. J. Plant Physiol.,* **24:**381–387.

Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. (2002) Regulation of photosynthesis of C_3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Ann. Bot.,* **89:**895–905.

Miller T. D. (1992) Growth Stages of Wheat: Identification and Understanding Improve Crop Management. *Better Crops,* **76:** 12-17.

Mitchell J.H., Siamhan D., Wamala M.H., Risimeri J.B., Chinyamakobvu E., Henderson S.A., Fukai S. (1998) The use of seedlings leaf death score for evaluation of drought resistance of rice. *Field Crops Research,* **55:** 129-139.

Reynolds M.P., van Ginkel M., Ribaut G.M. (2000) Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *J. Exp. Botany.,* **51:** 459-473.

Siddique M.R.B., Hamid A., Islam M.S. (1999) Drought stress effects on photosynthetic rate and leaf qas exchange of wheat. Bot. Bull. Acad. Sin., **40:** 141-145.

Tardieu F. (2005) Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geoscience*, **337:** 57-67.

Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. (2003) Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant Physiol., Special Issue,* 187-206.

Изучение Физиологических Параметров Генотипов Мягкой Пшеницы В Условиях Продолжительной Засухи

Т.И. Аллахвердиев, А.А. Заманов, Дж.М. Талаи

Азербайджанский научно-исследовательский институт земледелия

Под влиянием засухи уменьшаются параметры газообмена (скорость фотосинтеза - P_n, устьичная проводимость – g_s, проводимость клеток мезофилла – g_m, межклеточная концентрация CO_2 – C_i, скорость транспирации - T_r) флагового и подфлагового листьев генотипов мягкой пшеницы, выращенных в полевых условиях. g_s, особенно g_m, регулирует P_n. При увеличении P_n уменьшается C_i. Выявлено, что в условиях засухи уменьшается ассимиляционная площадь, сухая биомасса и относительное содержание воды флагового листа. Установлено, что генотипы Гобустан и Азаматли-95 являются наиболее толерантными к засухе.

Study Of Physiological Parameters Of Bread Wheat Genotypes Under Prolonged Drought Stress

T.I.Allahverdiyev, A.A.Zamanov, J.M.Talai

Azerbaijan Research Institute of Crop Husbandry

Drought decreases gas exchange parameters (photosynthesis rate – P_n, stomatal conductance – g_s, mesophyll cells conductance – g_m, intercellular CO_2 concentration – C_i, transpiration rate – T_r) of the flag and penultimate leaves of field grown bread wheat genotypes. g_s, especially g_m regulates P_n. C_i reduced with an increase in P_n. Drought stress decreases flag leaf area, dry biomass, relative water content. Gobustan and Azamatli-95 genotypes are more tolerant to drought.